三种稻飞虱翅型分化的遗传分析

彭 娟, 张 超, 安志芳, 于居龙, 刘向东*
(南京农业大学植物保护学院, 农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京 210095)

摘要: 为了明确褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 3 种稻飞虱翅型分化的遗传规律与差异, 采用翅型筛选与杂交遗传的实验方法, 研究了 3 种飞虱在秧苗期水稻上的翅型选择响应与杂交遗传规律。结果表明: 3 种稻飞虱的翅型具有较强的选择响应, 并且长翅型纯系在白背飞虱中最易筛选得到, 灰飞虱的次之, 而褐飞虱的最难。3 种稻飞虱的长翅(M)雄虫与短翅(B)雌虫配对(M♂×B♀)筛选 3~5 代后, 95%~100% 的雄虫和雌虫分别稳定为长翅型和短翅型。筛选和杂交实验结果表明, 褐飞虱的翅型决定基本符合常染色体上的一对等位基因调控的从性性状遗传规律, 雄虫中长翅为显性, 而雌虫中短翅为显性。翅型的表型还受除基因型外的其他条件的影响, 利用长翅雄虫与长翅雌虫后代中出现的极少数的短翅雄虫与短翅雌虫进行配对, 其后代中各翅型出现的比率与长翅雌虫和长翅雄虫配对的无显著差异; 同样, 在短翅雄虫与短翅雌虫配对的后代中也有相同的结果。白背飞虱和灰飞虱在该筛选条件下很少有短翅雄虫出现, 两者翅型的遗传调控较为相似, 可用由两对等位基因控制的性状来解释筛选和杂交实验的结果, 其中一对等位基因位于性染色体上, 调控雄性的翅型, 且长翅为显性; 另一对位于常染色体上, 调控雌性的翅型, 且短翅为显性。据此认为, 3 种飞虱翅型决定基因的显隐性在不同性别间的差异, 以及翅表型与基因型的不一致性, 是稻飞虱种群在不同条件下均可灵活调控翅型的重要遗传机制。

关键词: 褐飞虱; 白背飞虱; 灰飞虱; 翅型; 遗传; 杂交实验
中图分类号: Q963 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2012)08-0971-10

Genetic analysis of wing-form determination in three species of rice planthoppers (Hemiptera: Delphacidae)

PENG Juan, ZHANG Chao, AN Zhi-Fang, YU Ju-Long, LIU Xiang-Dong* (Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: In order to clarify the inheritance of wing forms in three species of rice planthoppers including *Nilaparvata lugens*, *Sogatella furcifera* and *Laodelphax striatellus*, selection and cross breeding experiments were carried out using rice seedlings under the same condition (25℃, 14L: 10D). The results showed that the wing forms of three planthoppers exhibited a strong selection response, and the pure line of macropterous form was the most vulnerable to be selected in *S. furcifera*, the moderate difficult in *L. striatellus*, and the most difficult in *N. lugens*. For the three planthoppers, 95% – 100% of females and males were brachypterous (B) and macropterous (M), respectively, when the cross breeding group M♂×B♀ has been selected for three to five generations. The great part of wing form data from *N. lugens* selection and cross breeding experiments could be explained well using the sex-influenced inheritance trait controlled by a pair of alleles on euchromosome, and the macroptery was dominant in males whereas the brachyptery was dominant in females. However, the phenotype of wings in *N. lugens* was also controlled by other factors beside the genotype. The wing forms of offsprings from B♂×B♀ and M♂×M♀ were very similar when their parents came from M♂×M♀, and the same result was found with the parents B♂×B♀. Few brachypterous males appeared in *S. furcifera* and *L. striatellus* under the selection conditions. Genetic control of *S. furcifera* and *L. striatellus* was similar, mainly determined by two pairs of alleles, of which one is located in a sex chromosome controlling males' wing forms with the macropetery dominant, while the other is located in a euchromosome controlling

基金项目: 国家"973"计划项目(2010CB126201)
作者简介: 彭娟, 女, 1987 年生, 湖南娄底人, 硕士研究生, 主要从事昆虫生态方面的研究, E-mail: 2009102104@njau.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: liuxd@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2012-03-01; 接受日期 Accepted: 2012-07-12

females' wing forms with the brachyptery dominant. It is so concluded that the difference of dominant and recessive genes in females and males and the inconsistency between phenotype and genotype are the very important genetic mechanism for planthoppers to cannily control their wing forms under different conditions.

Key words: *Nilaparvata lugens*; *Sogatella furcifera*; *Laodelphax striatellus*; wing form; inheritance; cross breeding experiment

褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål)、白背飞虱 *Sogatella furcifera* (Horváth) 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus* (Fallén)是水稻上的重要害虫，其成虫具有明显的翅二型现象，即同一种群中可以产生长翅型和短翅型个体。稻飞虱的翅型受外界环境条件的影响。研究表明，水稻品种和生育期、种群密度、温度、湿度和光照等因子对飞虱翅型分化均有影响。王希仁和张灿东(1981)通过田间调查和室内饲养得出，褐飞虱长短翅型的数量变化与水稻的生育期密切相关，孕穗期含糖量较高、营养条件好，有利于短翅型产生。张增全(1983)通过多年田间系统调查以及生态模拟试验得出，孕穗期稻株并不会引起褐飞虱短翅型出现比例的升高，分蘖盛期和拔节期稻株才有利于短翅型的出现。王群等(1997)研究表明水稻黄熟期有利于褐飞虱长翅型的分化，而灌浆期则促进短翅型的出现。水稻生育期对飞虱翅型分化的影响主要与稻株内糖、蛋白质和游离氨基酸的含量有关(邹运鼎等，1982；张增全，1983；刘佳妮等，2010)。Kisimoto (1956, 1959)提出，褐飞虱雌虫长翅型的出现对种群密度有依赖性，若虫密度提高，长翅型比例增加，而雄虫短翅型则表现为低密度和高密度时出现极少，在中间某一密度范围则比例较高。褐飞虱翅型分化的敏感期为2~4龄若虫，4龄若虫对降低虫口密度诱导短翅型最为敏感(Iwanaga *et al.*, 1985)。温湿度对飞虱翅型分化也有影响，在21~32℃下，随着温度的升高，褐飞虱长翅型比率增大(张增全，1983)。深水灌溉区的短翅型比例要高于浅水和湿润灌溉区(王希仁和张灿东，1981)。短日照有利于飞虱短翅型个体的产生(Kisimoto, 1965；张增全，1983；刘佳妮等，2010)。

稻飞虱翅型在受外界环境条件影响的同时，也受内部遗传因子的调控。研究表明，褐飞虱的短翅雌虫是由1对显性基因控制，雄虫翅型的分化不遵循遗传分离定律(Iwanaga *et al.*, 1985；俞晓平等，1997)。不过，Tojo(1991)研究提出，褐飞虱成虫翅型是由多基因控制的，其中2个基因位于常染色体的同一位点上，另外2个基因位于性染色体上，且基因的表达受若虫密度的影响。王群等(1997)研究提出，褐飞虱的翅型分化是受遗传因子和外界环境因子多重调控的，并且调控作用与性别有关。灰飞虱的翅型也不只是受环境因素的控制，且与遗传有关，并且不是一个简单的孟德尔性状，而是受多基因的调控(Mahmud, 1980；Mori and Nakasuji, 1990)。白背飞虱长、短翅型的分化也既由基因控制，又受外界环境因子的影响(刘佳妮等，2010)。至今，虽然有许多有关稻飞虱翅型分化的遗传控制研究，但是还较难确定稻飞虱翅型的遗传规律。另外，稻田中常见的3种飞虱，褐飞虱、白背飞虱和灰飞虱的发生规律有所不同，那么其翅型的遗传调控是否也存在差异，这也还没有研究报道。因此，本研究以褐飞虱、白背飞虱、灰飞虱为材料，在室内利用标准稻苗在相同条件下多世代筛选3种稻飞虱的翅型，并对所得的翅型纯系或近纯系进行杂交试验，以期揭示3种飞虱翅型的遗传规律及差异，为深入研究稻飞虱翅型分化的分子机制提供材料与依据。

1 材料与方法

1.1 供试飞虱的饲养

3种稻飞虱的成虫于2010年7月采自南京稻田，并在室内光照培养箱内(温度25±1℃，RH 80%，光周期14L:10D)分别用不含抗虫基因的感虫水稻品种，参照张爱民和刘向东(2008)的方法进行饲养。饲养褐飞虱和白背飞虱的水稻品种为汕优63，饲养灰飞虱的水稻品种为武运粳7号。3种飞虱进行翅型筛选时均饲养在标准稻苗上。标准稻苗的种植方法为：稻种在35℃左右的养苗室内浸泡1 d，催芽1~2 d，露白后将种子移到底部铺有海绵(厚度为1.5 cm)的一次性塑料杯(350 mL)中，每杯10颗种子；稻苗用木村培养液(Yoshida *et al.*, 1976)在28℃条件下生长10 d左右使用。

1.2 3种飞虱翅型筛选的方法

将各稻飞虱亲本按长翅雄虫×长翅雌虫(M♂×

M♀）、长翅雄虫×短翅雌虫（M♂×B♀）、短翅雄虫×短翅雌虫（B♂×B♀）和短翅雄虫×长翅雌虫（B♂×M♀）4 种组合进行配对，每种组合均将未交配的雌、雄成虫 1 对放入带有 10 株稻苗的一次性透明塑料杯中，用细纱布罩住杯口，置于光照培养箱中，让其交配产卵。卵孵化后，用自制的小型吸虫装置将初孵若虫分别吸到 3 个新的一次性苗杯中，每杯10 头若虫。反复试验证明，该吸虫装置不会造成初孵若虫的死伤。待若虫羽化后，统计雌、雄成虫的数量及翅型。各筛选代次中，每种组合配对分别测定 10～15 对雌雄成虫交配后代的翅型，即每筛选代次总共测试 300～450 头初孵若虫，并在全部羽化出的成虫中，再选取与母代翅型相同的成虫 10～15 对进行配对，进行下一代的筛选。不同稻飞虱的各组合配对已连续筛选 11～13 代。灰飞虱和白背飞虱在该饲养条件下，很少有短翅型雄虫出现，而只进行了 M♂×M♀和 M♂×B♀两种配对翅型的连续筛选。

在褐飞虱翅型筛选过程中，发现长翅雌虫与长翅雄虫配对组合（M♂×M♀，长翅筛选品系）中存在短翅雌虫和短翅雄虫的出现，而短翅雌虫与短翅雄虫配对组合（B♂×B♀，短翅筛选品系）中有长翅雄虫和长翅雌虫出现，因此，在两组合筛选到第 13 代时，分别测定了与亲本翅型完全相同和完全相反配对后代的翅型分化情况，以确定褐飞虱翅型决定中基因型与表型间的关系。

1.3　3 种稻飞虱长短翅型纯系或近纯系杂交后代的翅型分化

为了比较 3 种稻飞虱翅型遗传规律的差异，采用选择了不同代次后的长翅型和短翅型飞虱进行杂交，统计杂交后代中雌、雄虫的翅型分化程度。在筛选 8 代后，褐飞虱 M♂×M♀组合的雄虫长翅率达 96.51%，而 B♂×B♀组合的雌虫短翅率达 94.55%，由此选取 M♂×M♀组合中的 M♂和 M♀，分别与 B♂×B♀组合中的 B♀和 B♂进行杂交配对。白背飞虱的 M♂×M♀组合筛选到第 11 代时，雌虫和雄虫的长翅率均稳定在 100%，而 M♂×B♀组合筛选到第 9 代时雄虫的长翅率也稳定于 100%，因此利用 M♂×M♀组合中的 M♂和 M♀，分别与 M♂×B♀中的 B♀和 M♂进行杂交配对。灰飞虱的 M♂×M♀组合筛选 8 代后，雌虫长翅 M♀率达 93.93%，M♂×B♀组合筛选 9 代后的雄虫长翅 M♂率达 100%，因此选取这两个代次中的 M♀与 M♂进行杂交配对；另外，将筛选 11 代后的 M♂×M♀组合中的长翅雄虫 M♂（100%）与筛选 9 代后的 M♂×B♀组合中的短翅雌虫 B♀（88.33%）进行杂交。各杂交配对组合的饲养及调查与 1.2 中翅型筛选完全一致。每杂交组合重复 5 对以上成虫。

1.4　数据处理与分析

依据各筛选代次中雌、雄成虫的翅型，分别计算出雌虫中的短（长）翅率、雄虫中的短（长）翅率及总体的短（长）翅率。各翅型比率在各筛选代次间的差异显著性分析采用 Duncan 氏新复极差法进行。检验杂交后代中长短翅比例是否符合某一给定比例，采用一尾 T 测验方法。各比率数据在进行差异显著性分析前，均转换为反正弦平方根后进行。数据统计分析在 SAS 9.0 中进行。对褐飞虱翅型是否符合一对等位基因控制的从性性状遗传规律时，利用卡方检测方法分别检验每一代次中每一配对的后代的雌、雄虫短翅率是否与理论值相符，然后将相符的配对总数与该代次中全部配对的比值，作为该配对组合在该代次与理论规律的符合率。

2　结果与分析

2.1　褐飞虱翅型的筛选响应

从褐飞虱各交配组合在不同筛选代次中雌、雄虫中的短翅率变化曲线可以看出（图 1），褐飞虱 M♂×M♀的配对，经 11 代筛选后，短翅率呈下降趋势，其中，雌虫短翅率由第 1 代的 96.77% 显著降低到第 8－11 代的 30% 左右，代次间存在极显著差异（$F=10.18$，$df=10, 83$，$P<0.0001$）；雄虫短翅率也由第 1 代时的 12.03% 降到了第 7－11 代时的 5% 左右，但各筛选代次间差异不显著（$F=1.64$，$df=10, 83$，$P=0.1106$，图 1：A）。B♂×B♀的配对中，雌虫的短翅率在 11 代的筛选中显著升高（$F=2.25$，$df=10, 85$，$P=0.0219$），由第 1 代时的 92.9% 升高到了第 4 代时的 100%，并且第 4 代后一直接近于 100%；雄虫的短翅率随着选择代次的增加也显著提高（$F=5.33$，$df=10, 85$，$P<0.0001$），其值由第 1 代时的 14.4% 上升到了第 11 代时的 51.52%，甚至在第 9 代时上升到了 68.87%，但随后又有所下降（图 1：B）。B♂×M♀的配对中，雄虫短翅率较低，在连续 11 代次筛选中波动较大，没有表现出明显上升的选择响应；而雌虫的短翅率在筛选代次间呈缓慢下降的趋势，11 代次间差异极显著（$F=3.08$，$df=10, 54$，$P=$

0.0036)(图 1：C)。M ♂ × B ♀ 的配对，在筛选的 13 代中，雌虫短翅率除第 2 ~ 4 代间有所下降外，其他各代均保持在 95% 左右；而雄虫的短翅率随筛选代次的增加而显著下降(F = 5.24，df = 12，110，P < 0.0001)，筛选到第 8 代时降至 0，并且在第 11，12 和 13 的连续 3 代中均保持为 0(图 1：D)。

在稳定的实验条件下，褐飞虱雌虫以短翅型为主，所有配对的各选择代次中均是雌虫的短翅率显著高于雄虫的短翅率。母本为短翅时，其后代的雌性个体短翅型比率较高，选择 4 代后短翅型比率在 95% ~ 100% 之间，并且很少受父本翅型的影响(图 1：B，D)。但是，母本为长翅时，其雌性后代的翅型却受父本翅型的影响，表现父本为短翅的，雌虫短翅率较高(80% 左右)，且各筛选代次间波动幅度小；而父本为长翅的，雌虫短翅率相对要低(40% ~ 70%)，且各筛选代次间波动幅度大(图 1：A，C)。

褐飞虱雄虫的长翅型主要受父本翅型的影响，父本为长翅型时，无论母本为短翅还是长翅，其后代中雄性个体的短翅比率均很低，筛选 6 代后雄虫的短翅率基本在 5% 以下(图 1：A，D)。父本为短翅时，在连续筛选的 11 代中，母本为短翅则雄虫短翅率随筛选代增多而升高；当母本为长翅翅时，雄虫短翅率随筛选代次的增多呈下降趋势，雄虫的翅型受母本翅型的影响(图 1：B，C)。

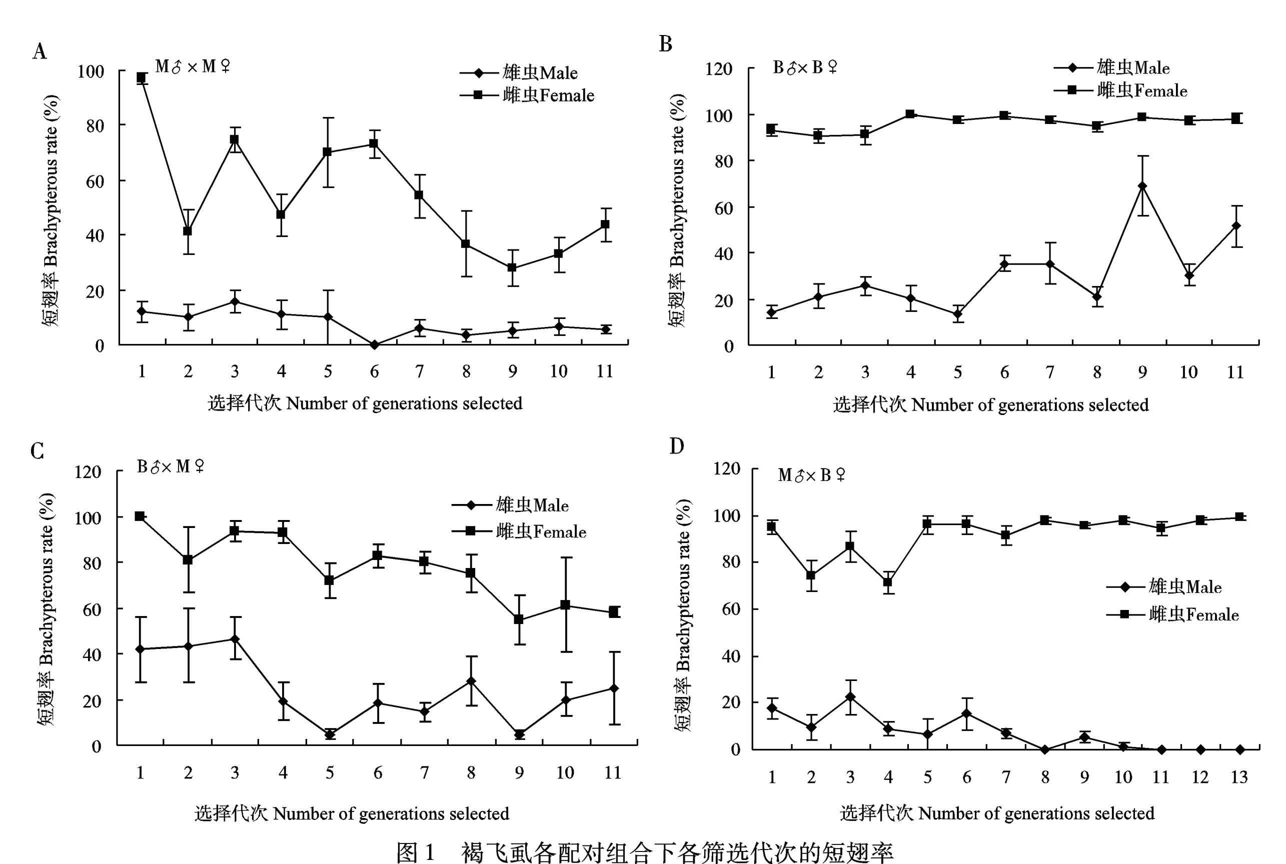


图 1 褐飞虱各配对组合下各筛选代次的短翅率

Fig. 1 Brachypterous rates of *Nilaparvata lugens* in different selection generations

2.2 灰飞虱翅型的筛选响应

在灰飞虱 M ♂ × M ♀ 的配对中，随着筛选代次的增加，雌虫的短翅率虽呈下降趋势，但在筛选的 11 代间差异不显著(F = 1.52，df = 10，86，P = 0.1469)，短翅率在 5% ~ 25% 之间波动；雄虫的短翅率很低，由开始时的 1.25% 下降到第 3 代时的 0，并且第 3 – 11 代中均没有短翅雄虫出现(图 2：A)。M ♂ × B ♀ 的配对中，雌虫短翅率随筛选代次的增多而显著升高(F = 5.80，df = 10，86，P < 0.0001)，由第 1 代的 36.15% 上升到第 3 代时的 95.36%，第 3 – 11 代中虽有部分代次偶有下降，但基本在 90% 左右波动，而雄虫的短翅率则筛选 2 代后降为 0，并且在第 2 – 11 代中均没有短翅型出现(图 2：B)。

灰飞虱雄虫的短翅型很少，雌性后代的翅型受母本翅型的影响，母本为短翅则雌性后代的短翅率较高，且随筛选代次的增多而显著升高。而母本为长翅时，后代雌虫的短翅率较低，且随筛选代次的增多变化不大(图 2)。

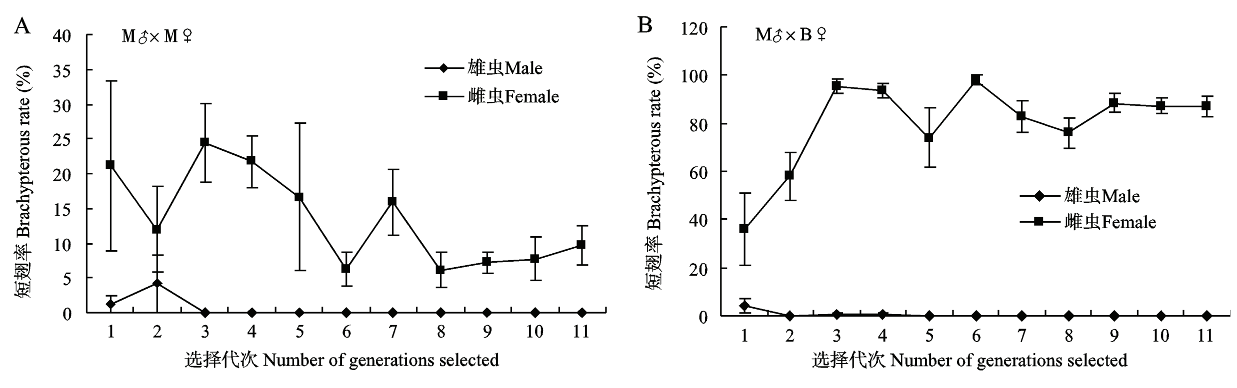


图 2　灰飞虱各配对组合在各筛选代次中的短翅率

Fig. 2　Brachypterous rates of *Laodelphax striatellus* in different selection generations

2.3　白背飞虱翅型的筛选响应

白背飞虱 M♂×M♀的配对，筛选 2 代后雄虫翅型均为长翅型，并且第 2 – 12 代均保持全为长翅型；筛选 3 代后雌虫长翅率也上升到 100%，且第 3 – 12 代中除第 6 代稍有下降外，其他代次均稳定地保持为 100%（图 3：A）。由此说明，筛选 7 代后可获得白背飞虱的长翅型纯系。M♂×B♀的配对，各筛选代次中的雄虫均为长翅，而雌虫的长翅率由第 1 代时的 71.54% 上升到第 3 代时的 90%，然后各代次则明显下降，筛选 8 ~ 12 代时保持在 20% 左右（图 3：B）。

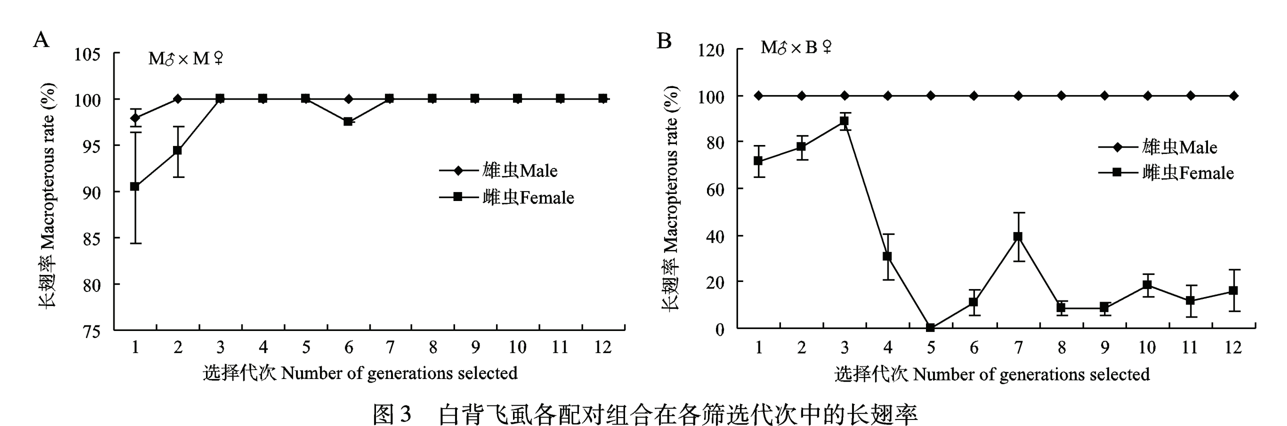


图 3　白背飞虱各配对组合在各筛选代次中的长翅率

Fig. 3　Marcropterous rates of *Sogatella furcifera* in different selection generations

白背飞虱雄虫的短翅型很少出现，其雌虫的翅型仅受母本的影响，母本为短翅时后代雌虫的短翅率高，且随筛选代次的增多，短翅率明显上升；而母本为长翅时后代雌虫的短翅率很低，且随筛选代次的增多显著下降，筛选 3 代后降为 0。

2.4　3 种稻飞虱翅型遗传控制的差异

比较 3 种飞虱的 M♂×M♀配对在各筛选代次中的长翅率可知（图 4），在各筛选代次中，种群的长翅率均表现为褐飞虱的最低，灰飞虱次之，白背飞虱的最高。白背飞虱连续筛选 3 代后，其后代 100% 为长翅型；灰飞虱的长翅率在筛选 8 代后也上升并保持在 95% 左右，但没有达到 100%；褐飞虱筛选 8 ~ 11 代时，长翅型比率仅上升到 80% 左右，且仍在波动（图 4）。由此可知，3 种飞虱的长翅型

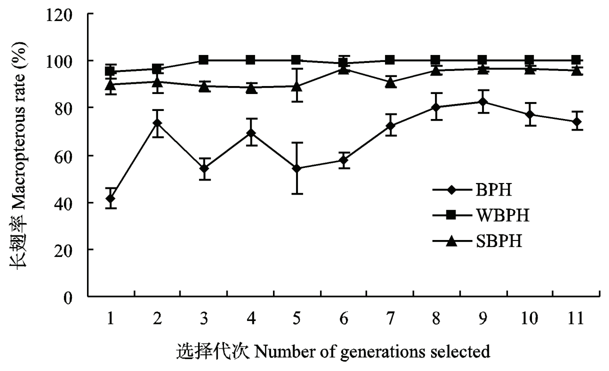


图 4　3 种稻飞虱 M♂×M♀配对在各筛选代次中的长翅率

Fig. 4　Macropterous rates of three planthopper species (M♂×M♀) in different selection generations

BPH：褐飞虱 Brown planthopper；WBPH：白背飞虱 White backed planthopper；SBPH：灰飞虱 Small brown planthopper. 图 5 和表 1 同 The same for Fig. 5 and Table 1.

对筛选的遗传响应存在显著的差异，白背飞虱最容易筛选出长翅型，灰飞虱次之，而褐飞虱最难。

在 M♂×B♀的配对组合下，褐飞虱种群的长翅率在连续 13 代中均在 50% 左右波动；而白背飞虱在第 5 代、灰飞虱在第 4 代时也降至 50% 左右，并且以后各代均在 50% 左右波动。3 种飞虱 M♂×B♀配对的后代翅型表现较为相似，经多代筛选后长、短翅型基本各占 50%（图 5）。

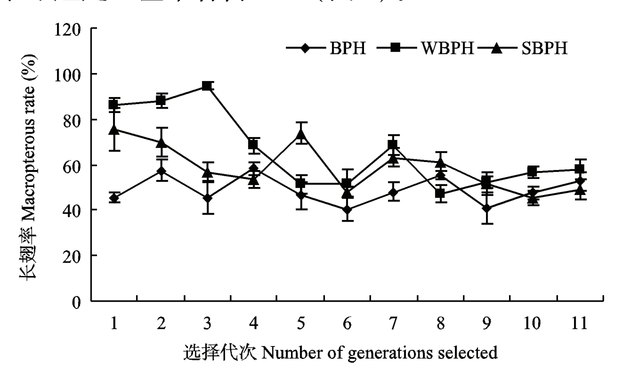


图 5 3 种稻飞虱 M♂×B♀配对在各筛选代次中的长翅率

Fig. 5 Macropterous rates of three planthopper species (M♂×B♀) in different selection generations

2.5 3 种稻飞虱翅型的杂交遗传

由表 1 可知，3 种飞虱长、短翅品系杂交后代的雌、雄虫短翅率均在两亲本之间，表明 3 种飞虱的翅型具有明显的遗传效应。在褐飞虱长翅型与短翅型近纯系的杂交后代中，M♂×B♀和 B♂×M♀的子代雄虫的短翅率在 7%～14% 之间，两者间无显著差异（$t=1.49$, $df=4$, $P=0.2115$），同时，子代雌虫的短翅率在 85%～90% 之间，两者间也无显著差异（$t=2.20$, $df=4$, $P=0.0921$）。另外，M♂×B♀和 B♂×M♀杂交后代中长翅与短翅个体的比例均接近于 1∶1，并且 B♂×M♀的与 1∶1 无显著差异，同时短翅型亲本 B♂×B♀的后代中短翅与长翅比为 3∶1，而长翅亲本 M♂×M♀中的平均为 1∶3（表 1）。该结果表明，褐飞虱的翅型很可能符合一对等位基因控制的从性性状的遗传规律，基因 B 控制短翅，b 控制长翅，且基因的显、隐性在不同性别间表现不同，雌虫中短翅为显性、长翅为隐性，而雄虫中长翅为显性、短翅为隐性。因此，长翅雌虫的基因型为 bb，短翅雌虫为 BB 或 Bb，长翅雄虫为 bb 或 Bb，短翅雄虫为 BB。该遗传规律可完全解释褐飞虱纯系或近纯系杂交后代翅型分化的结果（表 1），且能较好地对各翅型配对下各筛选代次中的翅型比率，如长雄与短雌组配中各筛选代次的雌、雄虫翅型比率，100% 的配对均满足一对等位基因控制的从性性状遗传规律；筛选 8 代次后的长雄与长雌组合配对、以及短雄与短雌组合配对后代的翅型，80% 以上的配对符合该遗传规律，并且符合率随筛选代次的增多而升高；但短雄和长雌组合配对中，各代次的翅型出现比率较难用该遗传规律来解释，仅在筛选的第一代中有 60% 的配对符合该规律，并且以后代次的符合率不断降低（图 6），由此说明褐飞虱的短翅雄虫与长翅雌虫配对组合的翅型较为特殊，其翅型调控可能主要受环境条件的影响。

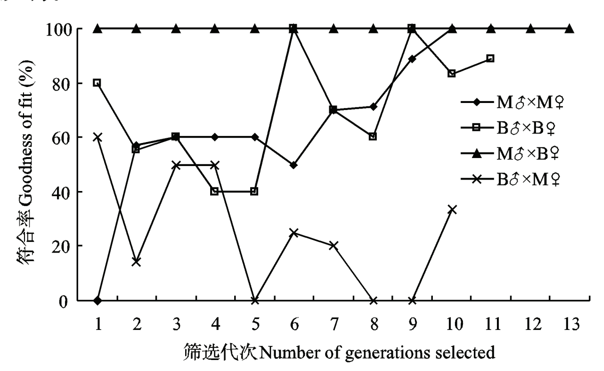


图 6 褐飞虱翅型在各筛选代次中符合从性性状遗传规律的配对占总配对的比率

Fig. 6 The proportion of pairs of *Nilaparvata lugens* in all the selection generations with wing form fitting a sex-influenced trait

白背飞虱和灰飞虱不同筛选品系间 M♂×B♀的杂交后代，其雄性均表现为长翅型，雌性的短翅率在 50% 左右，同时，杂交后代的长翅与短翅比为 3∶1（表 1）。由此表明，白背飞虱和灰飞虱翅型的遗传调控较为相似，但与褐飞虱的差异较大，可推测白背飞虱和灰飞虱的翅型是由二对等位基因控制的，一对位于性染色体上，控制雄性的翅型，长翅基因为 X^AO，短翅为 X^aO，另一对在常染色体上，控制雌性翅型，短翅由显性基因 B、长翅为隐性基因 b 所决定。白背飞虱 M♂×M♀组合的翅型经多代次筛选后，长翅雄虫的基因型为 bbX^AO，长翅雌虫的基因型为 bbX^AX^A。这样的遗传规律也可 100% 地解释白背飞虱和灰飞虱各筛选组合后代中的翅型比率。

对褐飞虱的 M♂×M♀筛选组合中产生的短翅雌虫和短翅雄虫，以及 B♂×B♀组合中产生的长翅雄虫和长翅雌虫，分别进行配对和后代翅型统计，其结果表明 M♂×M♀组合中的短翅雌虫和短翅雄虫交配后代的翅型分化与长翅雄虫与长翅雌虫交配后代的无显著差异，并且在B♂×B♀组合中

表 1　3 种稻飞虱杂交后代的翅型表现

Table 1　Wing forms of the hybridized offsprings in BPH, SBPH and WBPH

飞虱种类 Planthopper species	杂交或亲本组合 Cross breeding or parent group	雄虫短翅率（%） Brachypterous rate in males	雌虫短翅率（%） Brachypterous rate in females	翅型比实测值 Observed value of M:B or B:M	翅型比逼近值及显著性检验 Approximate value of the M:B or B:M and t-test
BPH	M♂×B♀	13.71 ±2.34	85.14 ±1.96	M:B = (0.844 ±0.022):1	1:1 * (t=5.8, df=2, P=0.028)
	B♂×M♀	7.25 ±3.66	90.18 ±1.18	M:B = (0.972 ±0.028):1	1:1 ns (t=1, df=2, P=0.423)
	M♂×M♀ 1)	5.28 ±3.12	27.99 ±7.07	B:M = (0.254 ±0.092):1	1:3 ns (t=0.858, df=8, P=0.416)
	B♂×B♀ 1)	68.87 ±10.75	98.61 ±1.39	B:M = (3.62 ±0.13):1	3:1 ns (t=0.427, df=5, P=0.687)
WBPH	M♂×B♀	0	54.99 ±11.14	M:B = (3.56 ±1.05):1	3:1 ns (t=0.533, df=6, P=0.613)
	M♂×M♀	0	42.14 ±8.00	M:B = (6.44 ±3.54):1	6:1 ns (t=0.124, df=5, P=0.906)
	M♂×B♀ 1)	0	81.70 ±4.88	M:B = (1.37 ±0.15):1	1:1 * (t=2.533, df=8, P=0.035)
	M♂×M♀ 1)	0	0	B:M = 0	0
SBPH	M♂×B♀	0	55.19 ±2.89	M:B = (3.23 ±0.65):1	3:1 ns (t=0.36, df=2, P=0.754)
	M♂×M♀	0	35.33 ±3.42	M:B = (4.95 ±0.69):1	5:1 ns (t=0.073, df=5, P=0.945)
	M♂×B♀ 1)	0	87.29 ±3.96	M:B = (0.87 ±0.096):1	1:1 ns (t=1.373, df=6, P=0.219)
	M♂×M♀ 1)	0	7.20 ±1.45	B:M = (0.04 ±0.009):1	0 * (t=4.476, df=9, P=0.002)

1) 亲本内的自交 Inbreeding of the parents. 表中数据为平均值 ± 标准误 The data in the table are mean ± SE. * 翅型比的实测值与逼近值间差异显著 Significant difference between the observed value and approximate value of the M:B or B:M; ns: 翅型比的实测值与逼近值间差异不显著 No significant difference between the observed value and the approximate value of M:B or B:M ratio.

表 2　褐飞虱长翅和短翅型筛选系中各自交组合后代的短翅率

Table 2　Brachyptery rates in males, females, and population of *Nilaparvata lugens* in different inbreeding groups

亲本翅型 Wing form of parents	后代自交组合 Inbreeding group in offsprings	雄虫短翅率(%) Brachyptery rate in males	雌虫短翅率(%) Brachyptery rate in females	总体短翅率(%) Brachyptery rate in population
M♂×M♀	M♂×M♀	5.76 ±3.99 b	65.25 ±10.58 b	36.18 ±6.37 b
	B♂×B♀	4.60 ±2.31 b	81.12 ±2.25 ab	42.13 ±1.85 ab
B♂×B♀	M♂×M♀	50.35 ±4.20 a	100.00 ±0.00 a	66.88 ±1.88 a
	B♂×B♀	26.77 ±7.99 ab	98.27 ±1.13 a	63.69 ±4.75 ab

表中数据为平均值 ± 标准误，数据后不同小写字母表示各自交组合间短翅率存在显著差异（P < 0.05，Duncan 氏检验）。The data in the table are mean ± SE, and the different lowercase letters following data mean significant difference in brachyptery rate among inbreeding groups (P < 0.05, Duncan's test)

也有相同的结果（表 2）。由此说明，褐飞虱的翅型不仅由遗传因子所调控，而且受外界环境条件的影响，其表型与基因型之间存在匹配不一致的现象。

3　讨论

3.1　稻飞虱翅型的遗传效应

本研究用苗期水稻，在平均每苗 1 头若虫的密度下对 3 种稻飞虱的翅型进行筛选，结果表明，3 种稻飞虱的翅型存在明显的遗传效应。褐飞虱长翅型筛选 11 代次后雄虫长翅率达到 95% 以上，而雌虫长翅率上升到 50% 左右；短翅型筛选 11 代次后雌虫短翅率上升到 95% 以上，雄虫短翅率也上升到了 50% 左右。白背飞虱的长翅型筛选 3 代次后，雌、雄虫的长翅率均上升并保持在 100%。灰飞虱的长翅型筛选 3 代后雄虫长翅率达到并保持在 100%，而雌虫的长翅率筛选 11 代后也上升到了 90% 左右。3 种飞虱对长翅型筛选的选择响应表现出了明显的种间差异，表现为白背飞虱的最强，灰飞虱次之，褐飞虱的最弱。稻飞虱翅型选择响应的种间差异可能与雄虫翅型分化程度高低有关，因为褐飞虱种群中普遍存在短翅雄虫，灰飞虱中偶尔会有短雄出现，而白背飞虱中却极少有短翅雄虫（胡国文和朱明华，1981；Mori and Nakasuji，1990；刘佳妮等，2010）。种群中短翅雄虫的缺少，有利于长翅纯系的产生，因此白背飞虱筛选 3 代后长翅率

就达到了 100%。本研究所得出的 3 种稻飞虱翅型的遗传效应的差异也能很好地解释田间种群的发展动态。褐飞虱迁入后各代次的翅型以短翅为主，而白背飞虱则以长翅型为主，这并非是两种飞虱对食料与气温条件适应力的差异所致，而是两者翅型遗传控制作用不同的结果。前人的研究表明，褐飞虱在 0.9 ~ 2.6 头若虫/稻苗的高密度下筛选 26 代后可获得长翅型纯系，筛选 30 代后可获得短翅纯系，并且短翅雌虫在筛选 3 代后即保持全部为短翅，长翅雄虫筛选 12 代后则保持全部为长翅（Morooka and Tojo，1992），本研究的结果与之基本相符。Mori 和 Nakasuji（1990）对灰飞虱长翅型 M♂×M♀和短翅型 M♂×B♀进行 13 代筛选表明，长翅型筛选 3 代后雌虫长翅率达到了 95%，8 代后可稳定在 95% 左右；而短翅型在筛选 11 代时雌虫长翅率降至了 10%，但以后各代次仍在波动，本研究的结果与之基本相同。前人对白背飞虱翅型筛选的报道较少，本研究发现白背飞虱的长翅型纯系很容易筛选得到，连续筛选 3 代后即可获得。

3.2 稻飞虱翅型的基因决定

前人对褐飞虱翅型调控的研究较多，且提出了短翅型雌成虫是 1 对显性以及 2 对或多对位于常染色体和性染色体上的基因所调控的多种推测（Iwanaga *et al*.，1985；Tojo，1991；俞晓平等，1997；王群等，1997）。本研究表明，褐飞虱翅型的分化可用“受一对等位基因控制的从性性状”的遗传规律来解释大多数筛选与杂交的实验结果，同时也可以较好地解释田间褐飞虱翅型的变化规律。褐飞虱由于雌、雄虫中翅型控制基因的显性关系不同，雌虫短翅为显性，雄虫长翅为显性，因此长翅型雌、雄虫迁入后可产生杂合状态的短翅雌虫，但比率低于 50%，而短翅雄虫不会在迁入后的第一代中产生。本研究推测出的褐飞虱翅型遗传规律能较好地解释田间褐飞虱短翅雄虫的出现要晚于短翅雌虫的现象。

本研究推测出的褐飞虱翅型是受一对等位基因控制的从性性状的结果，虽然能解释大部分配对后的翅型表现，但对短翅雄虫与长翅雌虫配对后的翅型表现却较难解释。分析其原因可能与短翅雄虫和长翅雌虫均为隐性纯合子、交配后繁殖力低有关。我们在筛选过程中发现，该组合筛选 6 代后，能产生后代的配对数仅有 30% 左右。低的配对成功率可能将基因型为短翅雄虫和长翅雌虫的配对淘汰，而保留下来的仅是表现型为短雄和长雌的配对，因此，后代翅型大多不满足该遗传规律。不过，在筛选的第一代中，短翅雄虫与长翅雌虫交配后代，雌虫 100% 为短翅型，雄虫 41.67% 为短翅的结果，却符合翅型由一对等位基因控制的理论。另外，本研究发现褐飞虱的表型与基因型的不一致性，也可部分解释短翅雄虫与长翅雌虫的配对为何不易符合一对等位基因控制的从性性状遗传规律的现象，因为在该组合的筛选过程中，短翅雌虫和短翅雄虫的比率均随筛选代次的增多而降低（图 1：C），因此，很可能是雄虫的表型为短翅却拥有长翅的基因型，从而致使其后代的翅型不完全符合一对等位基因控制的从性性状的遗传规律。另外，在褐飞虱的短翅雄虫与短翅雌虫配对组合中，筛选到第 9 代时雄虫的短翅率由前一代的约 20% 急剧上升到近 70%，但第 10 代时又下降至约 30%，这很可能是第 9 代中大量雄虫的表现型为短翅而其基因型为长翅所致。当然，这些解释还仅仅是推测，还需要通过遗传学或分子水平上的数据来证实。

Mori 和 Nakasuji（1990）推测灰飞虱的翅型至少涉及到 2.07 个基因位点的调控，是一个受外界环境因子影响的多基因控制的阈值特征。本研究推测灰飞虱和白背飞虱的翅型均由两个等位基因所调控，雄虫长翅为显性，雌虫短翅为显性，同时也受环境因子的影响。由于白背飞虱和灰飞虱在田间发现短翅雄虫的概率很低（胡国文和朱明华，1981；Mori and Nakasuji，1990；刘佳妮等，2010），室内筛选时白背飞虱和灰飞虱的长翅型又相对较容易获得纯系，由此推测，控制雄虫翅型的基因很可能在性染色体 X 上，而控制雌虫翅型的基因在常染色体上，并且调控雌、雄个体翅型的基因间无互作关系。灰飞虱和白背飞虱的染色体为 XO 型（Noda and Tatewaki，1990），因此，只要雌虫为长翅型，那么其后代的雄虫均为长翅型。白背飞虱迁入后，田间雄虫没有短翅型个体出现的现象由此可得到解释。不过，胡国文和朱明华（1981）在田间发现了白背飞虱存在极少数（5% 以下）的短翅雄虫，并且这些短翅雄虫多出现在营养条件恶化的条件下，同时短翅雄虫与短翅雌虫交配的后代中没有短翅雄虫出现。由本研究的结果推测，田间观察到的白背飞虱短翅雄虫很可能拥有长翅雄虫的基因型，而在特定条件下表现为短翅。白背飞虱迁入后产生的短翅雌虫很可能是由于长翅雄虫带有短翅雌虫的基因所致。

3.3 小结

总之，稻飞虱的翅型分化是受一个复杂调控系统所控制的性状，但可以肯定是受基因调控的，并且翅型的显隐性在雌、雄性别中表现完全相反，这种基因表现的性别差异在人的 2 指与 4 指长度比值性状上也有明显表现，男性中 2 指比 4 指短的性状属显性，而女性中 2 指比 4 指长的性状属显性，并且显隐性在性别间的差异与性信息素和 X 染色体数量有关（Phelps，1952；Putz *et al*.，2004）。不过，昆虫的从性性状是否由性信息素所决定，这还没有研究。另外，研究表明，昆虫翅型或迁飞能力受体内激素的影响（Southwood，1961；Zera and Denno，1997）。保幼激类似物（JHA）处理褐飞虱 3、4 龄若虫后，成虫的短翅比率明显增高（王健等，1998；戴华国等，2001）；保幼激素类似物 ZR-515 有利于白背飞虱短翅型的分化，而早熟素则有利于长翅型的分化（张琼秀等，2008）。因此，飞虱翅型的基因型是否表达受保幼激素滴度等的影响（Southwood，1961；Zera and Denno，1997）。本研究推测出的 3 种稻飞虱翅型遗传规律，仅是从特定筛选条件下翅型分化的结果中分析得出的，而在其他条件如饲养密度和寄主营养变化后，3 种飞虱的翅型分化是否还符合该规律，这还需要进一步研究。当然，推测出的遗传规律更需要用分子遗传的实验数据进行证实。

参考文献（References）

Dai HG, Wu XY, Wu SW, 2001. The change of juvenile hormone titer and its relation with wing dimorphism of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Acta Entomologica Sinica*, 44(1): 27 – 32. ［戴华国，吴晓毅，武淑文，2001. 褐飞虱体内保幼激素滴度变化及其与翅型分化的关系. 昆虫学报，44(1)：27 – 32］

Hu GW, Zhu MH, 1981. The observation of short-winged males in the white-backed planthopper. *Chinese Bulletin of Entomology*, 18(4): 154 – 156. ［胡国文，朱明华，1981. 白背飞虱短翅型雄虫的观察. 昆虫知识，18(4)：154 – 156］

Iwanaga K, Tojo S, Nagata T, 1985. Immigration of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, exhibiting various responses to density in relation to wing morphism. *Entomol. Exp. Appl.*, 38(2): 101 – 108.

Kisimoto R, 1956. Effect of crowding during the larval period on the determination of the wing form of an adult planthopper. *Nature*, 178: 641 – 642.

Kisimoto R, 1959. Brachypter and macropter of planthoppers. *Shokubutsu-boeki*, 13: 298 – 302.

Kisimoto R, 1965. Studies on the polymorphism and its role playing in the population growth of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. *Bull. Shikoku Agric. Exp. Stn.*, 13: 1 – 106.

Liu JN, Gui FR, Li ZY, 2010. Factors of influencing the development of wing dimorphism in the rice white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth). *Acta Phytophylacica Sinica*, 37(6): 511 – 516. ［刘佳妮，桂富荣，李正跃，2010. 影响白背飞虱翅型分化的相关因子. 植物保护学报，37(6)：511 – 516］

Mahmud FS, 1980. Alary polymorphism in the small brown planthopper *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). *Ent. Exp. Appl.*, 28: 47 – 53.

Mori K, Nakasuji F, 1990. Genetic analysis of the wing-form determination of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae). *Res. Popul. Ecol.*, 32: 279 – 287.

Morooka S, Tojo S, 1992. Maintenance and selection of strains exhibiting specific wing form and body colour under high density conditions in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 27: 445 – 454.

Noda H, Tatewaki R, 1990. Re-examination of chromosomes of three species of rice planthoppers (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Ent. Zool.*, 25(4): 538 – 540.

Phelps VR, 1952. Relative index finger length as a sex-influenced trait in man. *Am. J. Hum. Genet.*, 4(2): 72 – 89.

Putz DA, Gaulin SJC, Sporter RJ, McBurney DH, 2004. Sex hormones and finger length: what does 2D:4D indicate? *Evolution and Human Behavior*, 25: 182 – 199.

Southwood TRE, 1961. A hormonal theory of the mechanism of wing polymorphism in Heteroptera. *Proc. Roy. Ent. Soc. Lond. A*, 36: 63 – 66.

Tojo S, 1991. Genetic Background of Insect Migration. In: Proceedings of the International Seminar on Migration and Dispersal of Agricultural Insects. Tsukuba, Japan. 21 – 27.

Wang J, Wu ZT, Zhang YJ, Chen CX, Xu GH, 1998. Effects of exogenous hormones on wing dimorphism of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Acta Entomologica Sinica*, 41(4): 371 – 375. ［王健，吴振廷，张一九，陈策香，徐贵华，1998. 外源激素对褐飞虱翅型分化的影响. 昆虫学报，41(4)：371 – 375］

Wang Q, Du JG, Cheng XN, 1997. Genetic studies on wing dimorphism of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 40(4): 343 – 347. ［王群，杜建光，程遐年，1997. 褐飞虱翅型分化遗传规律的研究. 昆虫学报，40(4)：343 – 347］

Wang XR, Zhang CD, 1981. The effectual factors of wing dimorphism of brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 18(4): 145 – 148. ［王希仁，张灿东，1981. 褐稻虱翅型分化因子的探讨. 昆虫知识，18(4)：145 – 148］

Yoshida S, Forno DA, Cock J, 1976. Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice. International Rice Research Institute, Los Baanos, Philippines.

Yu XP, Lu ZX, Wu GR, Tao LY, 1997. Studies on the immigration and the wing-form development of brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). *Acta Entomologica Sinica*, 40(Suppl.): 128 – 134. ［俞晓平，吕仲贤，巫国瑞，陶林勇，1997. 褐飞虱的迁入和翅型分

化规律的研究. 昆虫学报, 40(增刊): 128 – 134]

Zera AJ, Denno RF, 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology*, 42: 207 – 230.

Zhang AM, Liu XD, 2008. A simple method for rearing *Laodelphax striatellus* in laboratory. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(2): 314 – 316. [张爱民, 刘向东, 2008. 室内饲养灰飞虱的一种简便方法. 昆虫知识, 45(2): 314 – 316]

Zhang QX, Sun ZX, Li GH, Wang FH, 2008. Effects of three kinds of exogenous hormones on wing dimorphism of *Sogatella furcifera* (Horvath). *Acta Ecologica Sinica*, 28(12): 5994 – 5998. [张琼秀, 孙梓暄, 李广宏, 王方海, 2008. 三种外源激素类物质对白背飞虱(*Sogatella furcifera*)翅型分化的影响. 生态学报, 28(12): 5994 – 5998]

Zhang ZQ, 1983. A study on the development of wing dimorphism in the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). *Acta Entomologica Sinica*, 26(3): 260 – 267. [张增全, 1983. 褐稻虱翅型分化的研究. 昆虫学报, 26(3): 260 – 267]

Zou YD, Chen JC, Wang SH, 1982. The relationship between rice plant nutrients and the wing dimorphism in the rice brown planthopper. *Acta Entomologica Sinica*, 25(2): 220 – 222. [邹运鼎, 陈基诚, 王士槐, 1982. 稻株营养物质与褐稻虱翅型分化的关系. 昆虫学报, 25(2): 220 – 222]

(责任编辑: 武晓颖)